植物分类学报
第21卷 第1期　ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA　1983年2月

我国悬钩子属植物的研究*

陆玲娣
（中国科学院植物研究所）

悬钩子属（*Rubus* L.）是蔷薇科的一个大属。该属植物具有一定的经济价值，某些种类的果实可供食用或制果酱，果实、种子、根及叶供药用，茎皮和根皮可提制拷胶，少数种类在庭园栽培供观赏。在编写中国植物志的基础上，对本属植物的分类、分布以及其起源等问题进行了初步研究和探讨。

一、研究简史

悬钩子属是由一群变异较大而类型复杂的植物组成。为灌木、半灌木至多年生草本。茎直立、攀援、平铺、拱曲或匍匐，具皮刺、针刺或刺毛，稀无刺。叶互生，单叶、掌状或羽状复叶；托叶与叶柄合生或离生，宿存或脱落。花两性，稀单性而雌雄异株，单花数朵簇生或形成聚伞状伞房、总状或圆锥花序；花萼5裂；花瓣5枚，稀缺。果实为聚合果，由多数小核果集生于花托上形成，熟时与花托分离而空心，或与花托连合成一体而实心。可见，该属是多型性的。

本属是林奈于1737年建立，模式种为欧洲木莓 *R. caesius* L.。至1753年共发表10种。长期以来，各国植物学家相继对此属进行了较深入的研究，但对属的范围及属下等级的划分又各不相同。1838年 C. S. Rafinesque 把悬钩子属划分为 *Ametron*, *Ampomele*, *Cumbata*, *Cylactis*, *Dyctisperma*, *Manteia*, *Selnorition* 属。1874年 W. O. Focke[10] 研究西半球的悬钩子属植物，划分为10组，至1894年[11]又增加1组，共11组。1903年 P. A. Rydberg[20] 把悬钩子属分裂为 *Oreobatus* 和 *Rubacer* 属。1906年 E. L. Greene[13] 则把此属分裂为 *Batidaea*, *Cardiobatus*, *Comarobatia*, *Melanobatus*, *Parmena* 和 *Psychrobatia* 属，但这些属均未被采用。1910—1914年 W. O. Focke[12] 在他的专著"Species Ruborum"中，把属下等级分为12个亚属。1941—1949年 L. H. Bailey[4] 研究了北美洲的悬钩子，在他的巨著"The genus *Rubus* in North America"中，基本上同意 W. O. Focke 对属内类群划分为亚属处理。通过上述一些学者的长期研究，特别两部专著的问世，对研究世界和中国的悬钩子属植物奠定了良好的基础。

近年来通过编写中国植物志，在摸清种类的基础上，对属内的复杂类群进行了研究，我们采纳了 W. O. Focke 的分组处理，而不采取亚属等级，但对某些组（或亚属）作了修正和归并，组内重新建立了层次结构，组的排列次序则恰和 W. O. Focke 的系统相反。

---

* 本文承蒙俞德浚老师指导，特此致谢。

二、形态演化和分类系统

悬钩子属种类多，变异大，而且通过无融合生殖、杂交等产生大量多倍体，致使类群错综复杂，因此需要研究变异的规律，并在掌握类群形态特征的基础上，综合地理分布和细胞遗传学等方面资料，探索其亲缘关系和较合理地安排属的系统。

尽管本属植物形态性状复杂多样，但从各器官特征中，仍然可以看出发展的总趋势：

生长习性从灌木、小灌木、半灌木到多年生匍匐草本；茎上刺的情况，随着灌木至草本的过渡，由粗壮皮刺过渡到细针刺、刺毛直至无刺；叶总的趋势是由羽状复叶向掌状复叶直到单叶；花由两性向单性发展，木本类群均为两性花，在草本的匍匐莓组内发现有闭花受精现象，而单性莓组为单性花，雌雄异株；花序由大型复杂的聚平状圆锥花序、总状花序简化向伞房花序直至单花演变；心皮的数目在各类群内发展无规律，数目差别大，但总的趋势是由多数至少数；果实有空心与实心两大类，空心莓在成熟时心皮与花托分离，成为空心的多心皮果；实心莓在成熟时心皮与花托连合成一体，形成“浆果状”的多心皮果，后者是进化的特征。

另外，借助于部分细胞学的资料，以进一步考虑各类群系统发育的地位。分布于我国的空心莓组植物中，据文献记载已有 25 种作过染色体的研究[7-9]，其中除复盆子 *R. idaeus* L. (2n = 14, 21, 28, 35, 42) 以外，其余 24 种均为 2 倍体，原始的弓茎悬钩子 *R. flosculosus* Focke 和华中悬钩子 *R. cockburnianus* Hemsl. 均为 2 倍体。悬钩子组内我国只有欧洲木莓 *R. caesius* L. 1 种 (2n = 28, 35)。木莓组内作过染色体研究的种数较少，仅对我国 5 种的研究结果表明，除圆锥悬钩子 *R. paniculatus* Smith (2n = 14) 外，其他 4 种分别为 4 倍体、8 倍体和 9 倍体。矮生莓组内仅知黄泡 *R. pectinellus* Maxim. 为 6 倍体。匍匐莓组内有 2 倍体和多倍体，分布至我国的北悬钩子 *R. arcticus* L. 为 2 倍体，石生悬钩子 *R. saxatilis* L. 为 4 倍体。单性莓组仅 1 种，即兴安悬钩子 *R. chamaemorus* L. 为 8 倍体 (2n = 56)。

从上述不完整的细胞学资料，不难看出，空心莓组的种是 2 倍体居多，其他各组内多倍体出现较多，而单性莓组内多倍性较高，这一事实为研究本属的系统演化提供了部分依据。

通过对本属植物各主要器官性状的对比分析，并参考部分细胞学资料，我们认为：木本种类具皮刺、针刺或刺毛，以复叶居多，花两性而形成各式花序，稀单花，心皮常多数，果实由空心发展到实心，是原始或较原始的类群；草本种类常无皮刺，稀具针刺或刺毛，叶从复叶简化为单叶，花由两性演变为单性，由数朵至单花，心皮趋向少数，果实实心，是较进化的类群。因此本属内最原始的是空心莓组，而系统发育上较晚出的是单性莓组，向草本过渡的是刺毛莓组。基于这种观点，我们修正并建立了本属的分类系统。

我国悬钩子属 194 种，隶属于 8 组 24 亚组 (表 2)。现仅将组的系统排列简述如下 (因篇幅所限，亚组和种的排列详见植物志，这里从略)：

1. 空心莓组 Sect. *Idaeobatus* Focke, emend. Yü et Lu

灌木，稀半灌木或草本，具皮刺。羽状复叶具 (3)5—13 枚小叶，稀单叶；托叶与叶柄合生，全缘，宿存。花两性，成聚伞状圆锥、总状、伞房花序或花簇生及单生；心皮(10)20—

100，稀达 300 余枚。聚合果空心。本组分 11 亚组，83 种。

2. 常绿莓组 Sect. *Lampobatus* Focke

常绿灌木，具皮刺。3 出或鸟足状 5 出复叶，稀单叶；托叶与叶柄合生，全缘，宿存，稀离生而早落。花两性，成宽大聚伞状圆锥花序；心皮约 6—30 枚或较多。聚合果空心或实心。本组在我国仅 1 种。

3. 悬钩子组 Sect. *Rubus*

灌木，具强壮皮刺。3 出或鸟足状或掌状 5 出复叶，稀 7 小叶或单叶；托叶与叶柄合生，极稀离生，全缘，宿存。花两性，成聚伞状圆锥或总状花序，稀数朵簇生及单生；心皮 8—100 枚或稍多。聚合果实心，稀空心。本组在我国仅 1 种。

4. 木莓组 Sect. *Malachobatus* Focke, emend. Yü et Lu

灌木，极稀半灌木或草本，常具皮刺。单叶，稀掌状或鸟足状 3—5 出复叶；托叶离生，常分裂，早落。花两性，成聚伞状圆锥或总状花序，稀簇生或单花；心皮 10—100 枚或稍多。聚合果实心。本组分 13 亚组，85 种。

5. 刺毛莓组 Sect. *Dalibardastrum* (Focke) Yü et Lu, stat. nov. et emend. Yü et Lu

小灌木或半灌木，被刺毛并混生稀疏针刺或小皮刺。单叶；托叶离生，分裂，常宿存，稀脱落。花两性，单生、数朵或成聚伞状总状和圆锥花序；心皮 10—20 枚或多数。聚合果实心。本组有 10 种。

6. 矮生莓组 Sect. *Chamaebatus* Focke

多年生匍匐草本或半灌木，具针刺或刺毛。单叶；托叶离生，分裂或不裂，宿存。花两性，单生或数朵；心皮 20 枚以下或稍多。聚合果实心。本组有 5 种。

7. 匍匐莓组 Sect. *Cylactis* Focke, emend. Yü et Lu

多年生匍匐矮小草本，常无皮刺，稀具针刺。复叶具 3—5 小叶；托叶离生，常全缘，宿存。花两性(有闭花受精现象)，单生或数朵；心皮 3—20 枚，稀较多。聚合果实心。本组有 8 种。

8. 单性莓组 Sect. *Chamaemorus* Focke

多年生匍匐矮小草本，常无刺。单叶，浅裂；托叶离生，叶状，不分裂，宿存。花单性，雌雄异株，单花；心皮在 20 枚以下。聚合果实心。本组仅 1 种。

三、地 理 分 布

悬钩子属是全世界广泛分布的类型，各大洲均有它的代表，但绝大部分种类主要分布于北半球温带，即广布于北美洲、亚洲和欧洲，少数种分布到亚热带、热带和南半球。全球悬钩子属约 750 种(表 1)，北美洲种数居首位，约 470 种以上，占悬钩子属总种数的 64%，而中、南美洲仅有 23 种。其次亚洲约有 201 种，占全属总种数的 27%，尤以东亚最多，南亚和东南亚次之，西亚最稀少。欧洲的悬钩子属约 75 种[1)]，居第三位。此外，非洲、大洋洲及太平洋岛屿的种数较稀少。在全世界，该属分布的北界达北极圈，例如兴安悬钩子自北欧和北美洲的北极地区一直分布到我国大兴安岭，其南界终止于大洋洲和南美洲，如常绿

1) 欧洲种数统计根据 Flora Europaea **2**: 7—25. 1968. 但不包括相近种在内。

莓组的某些种分布到上述两洲，Sect. *Orobatus* Focke 和 Sect. *Comaropsis* Focke 的某些种也见于南美洲。

表 1 悬钩子属在世界各大洲分布的初步统计表

组 名	种数	亚洲				美洲		欧洲	非洲	大洋洲及太平洋岛屿
		东亚	东南亚	南亚	西亚	北美	中、南美			
1.空心莓组	125	85	16	20	少数	16		4	3	数种
2.常绿莓组	10	1		1			5		3	6
3.悬钩子组	444	1			少数	444		66		
4.木莓组	104	85	33	22					14	数种
5.刺毛莓组	15	12	1	5						
6.矮生莓组	6	6		3		2				
7.匍匐莓组	18	8		4		8		3		
8.单性莓组	1	1				1		1		
Sect. *Anoplobatus*	9	2				6		1		
Sect. *Orobatus*	16		1				16			
Sect. *Comaropsis*	2						2			
总 计	750	201	51	55	少数	477	23	75	20	10余种

上述初步分析统计，说明了北美洲和亚洲是悬钩子植物集中分布的地区，前者成为全球现代分布中心。在亚洲，我国的种数占亚洲总种数的 97%，可见，研究中国的悬钩子植物具有重要的意义。

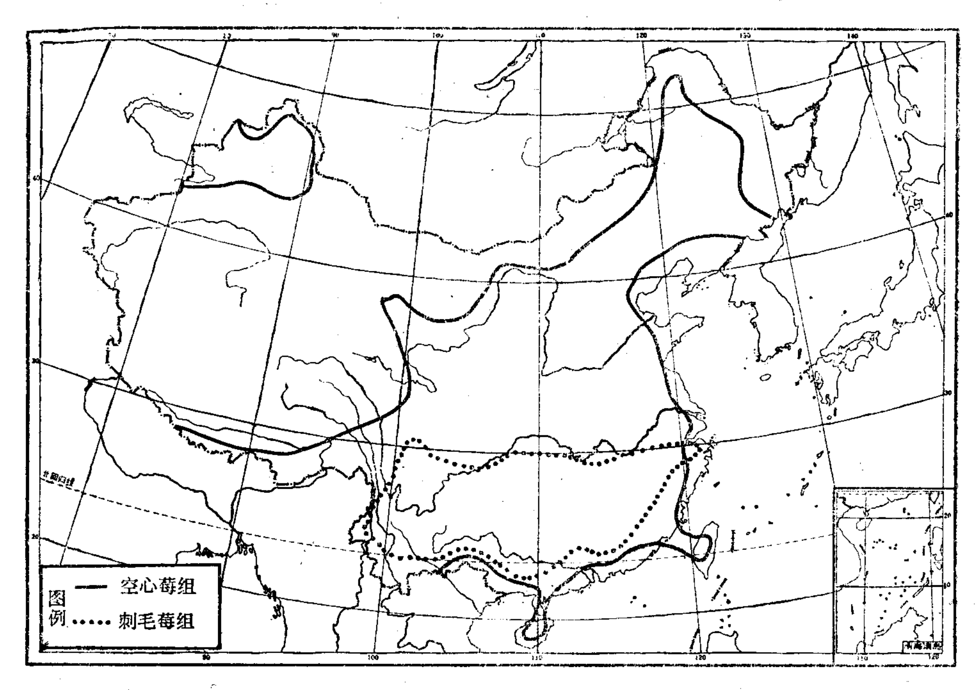


图 1 空心莓组 (Sect. *Idaeobatus*) 和刺毛莓组 (Sect. *dalibardastrum*) 在我国分布区示意图

我国悬钩子属分布遍及全国，北自大兴安岭，南至海南岛，东自台湾，西至新疆塔城以及西藏的吉隆。现将该属种类的地理分布分析概述如下：

1. 一般分布概况

从表 1、2 看出，空心莓组全球约 125 种，几乎广布于五大洲，中国 83 种，是亚洲种类最丰富的地区，也是我国分布最广泛的一组(图 1)。其中多数种集中于西南(46 种)、西藏(24)，其余省区按种数多寡依次为西北(陕西、甘肃)、华东、华中、华南、华北和东北，青海和新疆分布最少。常绿莓组共 10 种，间断分布于亚洲、南美洲、非洲、大洋洲及太平洋岛屿，我国仅有光亮悬钩子 R. *lucens* Focke 1 种，分布于滇南(图 2)。悬钩子组全球 470 多种，主产北美洲，其次为欧洲，我国仅有欧洲木莓 *R. caesius* L. 1 种，见于新疆西北部 (图 2)。木

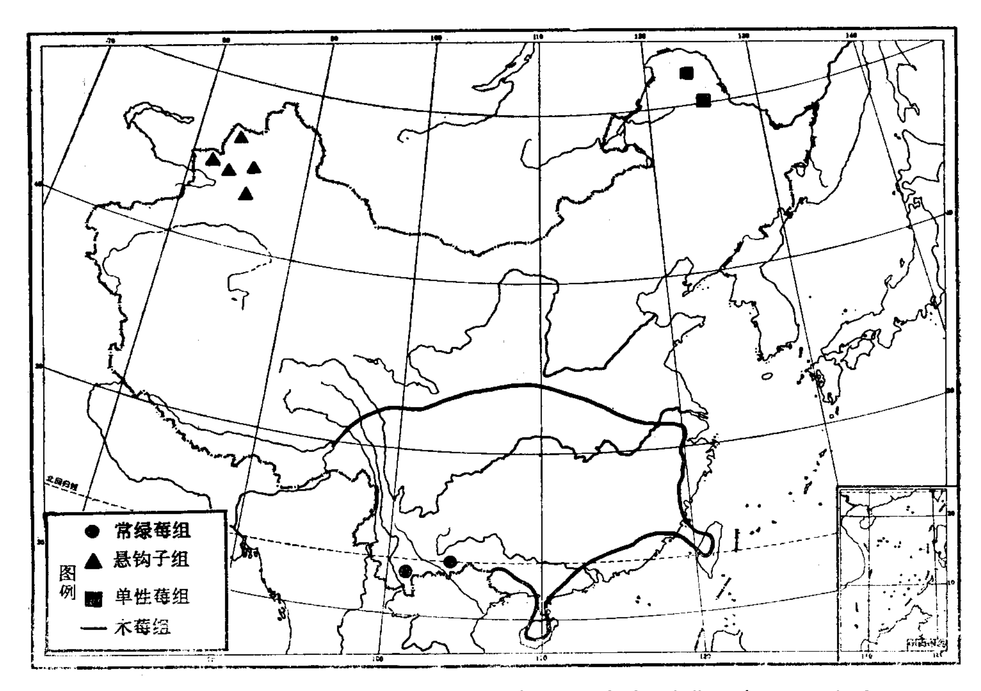


图 2　常绿莓组 (Sect. *Lampobatus*)、悬钩子组 (Sect. *Rubus*)、木莓组 (Sect. *Malochobatus*) 和单性莓组 (Sect. *Chamaemorus*) 在我国分布区示意图

莓组约 104 种，间断分布于亚洲、非洲和大洋洲等，我国有 85 种，也是亚洲种类最多之处。该组内除高粱泡 *R. lambertianus* Ser. 分布到日本以外，其余种类在我国分布的北界不逾越秦岭南坡 (图 2)，由此向南延伸，有些种类分布到喜马拉雅山区和东南亚，而主产于西南(47 种)、华南(30)，其次为华中、华东和西北。刺毛莓组约 15 种，局限于亚洲，我国 10 种，除滇西北悬钩子 *R. treutleri* Hook. f. 与不丹、锡金和尼泊尔共有外，其余 9 种均为我国特有(图 1)，以云南、四川(各 4 种)最多，华南(3 种)次之，华东和华中较少。矮生莓组有 6 种，为亚洲与北美洲间断分布型，我国 5 种，西自西藏经西南、华中、福建分布至台湾一带(图 3)。此组内的黄泡 *R. pectinellus* Maxim. 与日本、菲律宾共有，另一些种如齿萼悬钩子 *R. calycinus* Wall. ex D. Don 则与缅甸、不丹、锡金、尼泊尔共有。匍匐莓组全球 18 种，分布于亚洲、北美洲和欧洲，我国 8 种，疏散分布(图 3)，主要见于云南(6 种)，其次四川和西藏(各 3 种)、华中、华北、东北和西北各有 1—2 种。本组特有成分较少，分布于我国滇西北、川西和藏东南的凉山悬钩子 *R. fockeanus* S. Kurz 和缅甸北部、不丹、锡金和尼泊尔共有，而见于华东、东北及西北的北悬钩子 *R. arcticus* L. 和石生悬钩子

表2 我国悬钩子属植物在

组和亚组	种数	云南	四川	贵州	西藏	广西
1.空心莓组 Sect. *Idaeobatus*	83	33	46	25	24	15
(1) 圆锥序亚组 Subsect. *Thyrsidaei*	9	3	6	3	3	3
(2) 伞房序亚组 Subsect. *Idaeanthi*	11	5	7	2	5	
(3) 绒毛果亚组 Subsect. *Pileati*	5	1	3		2	
(4) 绒毛叶亚组 Subsect. *Stimulantes*	13	7	9	5	8	1
(5) 柔毛叶亚组 Subsect. *Pungentes*	14	7	11	4	5	
(6) 多心皮亚组 Subsect. *Rosaefolii*	11	2	4	4		3
(7) 光叶亚组 Subsect. *Leucanthi*	7	4		2		2
(8) 大苞亚组 Subsect. *Wushanenses*	2	1	2			
(9) 短柄亚组 Subsect. *Alpestres*	2	1	1	2	1	2
(10) 盾叶亚组 Subsect. *Peltati*	1		1	1		
(11) 球果亚组 Subsect. *Corchorifolii*	8	2	2	2		4
2.常绿莓组 Sect. *Lampobatus*	1	1				
3.悬钩子组 Sect. *Rubus*	1					
4.木莓组 Sect. *Malachobatus*	85	47	24	33	7	30
(12) 绢毛亚组 Subsect. *Lineati*	1	1			1	
(13) 掌叶亚组 Subsect. *Cochinchinenses*	1					1
(14) 托叶亚组 Subsect. *Foliaceistipulati*	1	1				
(15) 梨叶亚组 Subsect. *Pirifolii*	1	1	1	1		1
(16) 尖叶亚组 Subsect. *Acuminati*	6	6		1		1
(17) 长叶亚组 Subsect. *Dolichophylli*	10	3	3	4		5
(18) 长序亚组 Subsect. *Elongati*	15	12	4	6	2	6
(19) 锦葵叶亚组 Subsect. *Moluccani*	17	12	8	8	2	7
(20) 锈叶亚组 Subsect. *Fuscifolii*	7	5	1	3		2
(21) 巨托亚组 Subsect. *Stipulosi*	6		2	1		3
(22) 总序亚组 Subsect. *Sozostyli*	17	5	5	9		4
(23) 单花亚组 Subsect. *Metoenses*	2	1			2	
(24) 蒲桃叶亚组 Subsect. *Jambosoides*	1					
5.刺毛莓组 Sect. *Dalibardastrum*	10	4	4	1		3
6.矮生莓组 Sect. *Chamaebatus*	5	3	3	1	2	
7.匍匐莓组 Sect. *Cylactis*	8	6	3		3	
8.单性莓组 Sect. *Chamaemorus*	1					
总计	194	94	80	60	36	48

R. saxatilis L. 则系与朝鲜、蒙古、苏联、欧洲，甚至与北美洲的共有种，这一事实说明了该组植物与邻近地区区系的密切关系。单性莓组仅 1 种，间断分布于亚洲、北美洲和欧洲，我国 1 种孤立分布于大兴安岭地区（图 2)。

从上述 8 组的一般分布概况看出，虽然悬钩子属遍布我国南北各地，但是长江流域以南地区种类最丰富、分布最集中。

2. 特有种的分布

我国悬钩子属特有种的比例很大，共有 138 种，占全国总种数的 71%，这些特有成分在全国各省区的分布很不均衡。 从表 3 看出，云南有 61 种，占全国特有种总数的 44%；四川 54 种，占 39.%；贵州 39 种，居第三位；再其次为华南、华中和华东等地区，青海和东

各省区的分布统计表

广东	福建	台湾	浙江	江苏	山东	安徽	江西	湖南	湖北	河南	河北	山西	内蒙古	陕西	甘肃	青海	新疆	东北
11	16	21	18	6	5	12	15	13	20	14	5	7	2	25	21	3	3	5
1	2	1	3		1	1	2	1	5	4		1		5	3			
									2		2	1	1	3	5	2	2	2
										1				1	1			1
1	1	2	2	1	2	2	2	1	3	3	1	2		6	6			1
	1	3	1	2		2	1	3	5	3		1		7	6	1	1	
4	4	10	5			3	3	3	2	1				1				
3	3	1	1				2	2										
									1					1				
			1			1	1		1									
3	5	4	5	3	2	3	4	3	2	2	2	2	1	1				1
																	1	
28	18	11	7	7		5	15	23	19	1				8	1			
1																		
1	1	1																
1	1	1	1	1		1	1	1	1	1								
4	1			1		1		1	2					2	1			
4	3	1					3	4	4					2				
6	3	6	2	2		1	4	5	4									
2	2		1				1	3	1					1				
3	2		2	2		1	3	3	1									
5	4	2	1	1		1	3	5	6					3				
1	1							1										
3	2		2			2	2	3	2									
	1	2					1	1										
									1		1	1	1				1	2
																		1
43	37	34	27	13	5	19	33	40	43	15	6	8	3	33	22	3	5	8

北地区最少。显然，特有植物的分布也以长江流域以南一带较多，特别西南地区更为突出。另外，这些特有种中，以木本类群为主，也有少数草本种。原始的木本植物，如圆锥序亚组 Subsect. *Thyrsidaei* (Focke) Yü et Lu 共有 9 种，其分布区西自西藏东南部向东北，经四川至甘肃南部的文县沿秦岭再经太行山而至山东崂山一带(图 4)为其北界。在这一线以北尚未发现其踪迹，而在这一线以南广大地区，以四川分布最多(6 种)，云南、贵州和西藏次之(各 3 种)，其他地区较少。从这些种较狭限的分布区观察，推断其中某些种是古老的残遗种，例如弓茎悬钩子和华中悬钩子便是明显的例证。产于西南山区的刺毛莓组的某些特有种，从形态观察是处于中间过渡状态，如生长于川西海拔 3000 米地段的宝兴悬钩子 *R. ourosepalus* Card. 以及滇西北海拔 2300—3200 米的多齿锯悬钩子 *R. polydontus*

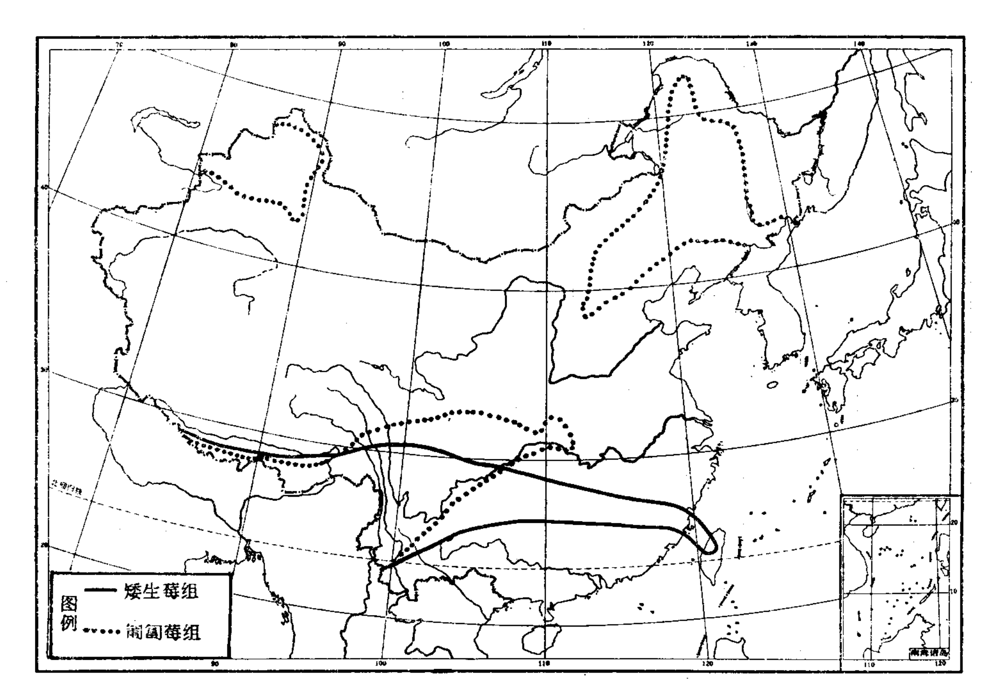


图 3 矮生莓组（Sect. *Chamaebatus*）和匍匐莓组（Sect. *Cylactis*）在我国分布区示意图

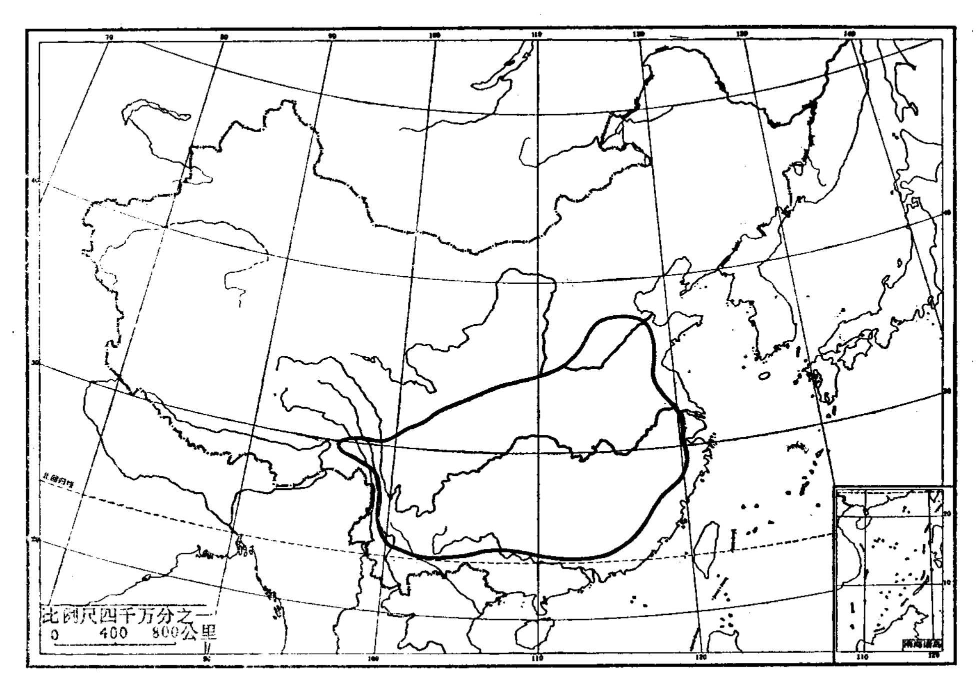


图 4 圆锥序亚组（Subsect. *Thyrsidaei*）分布区图

Hand.-Mazz.，此两种均为低矮小灌木，托叶离生，花 3—4 朵，心皮数目显著减少，看来是逐渐向草本过渡的类型。此外，在系统发育上较进化的特有成分也有其代表，例如分布于滇西北经川西南至川西北部海拔 2000—3500 米地区的红刺悬钩子 *R. rubrisetulosus* Card.，该种为多年生低矮草本，托叶离生，花单生，心皮 10—15 枚，显然系较进化的类型。

表 3　我国悬钩子属特有种在各省区的分布一览表

组名	种数	云南	四川	贵州	西藏	广西	广东	福建	台湾	浙江	江苏	山东	安徽	江西	湖南	湖北	河南	河北	陕西	甘肃	青海	东北
1.空心莓组	52	20	27	11	11	7	4	6	11	7	2	2	3	5	4	12	7	1	15	12	1	1
4.木莓组	73	37	21	27	2	22	25	15	8	6	6		5	12	18	16			8	2		
5.刺毛莓组	9	3	4	1		3	3	2		2			2	2	3	2						
6.矮生莓组	2		1						1													
7.匍匐莓组	2	1	1		1																	
总计	138	61	54	39	14	32	32	23	20	15	8	2	10	19	25	30	7	1	23	14	1	1

上述这些植物由于长期适应于当地的生境条件，在形态和生态习性上发生明显的分化，如由灌木向多年生草本发展，花序短缩成具 3—4 朵花直至向单花发展，心皮数目逐渐趋向少数等，这些现象是受高寒和生长期短的生境条件的深刻影响。显然，一些原始的、过渡和进化的特有成分在西南地区集中分布的事实，一方面是与该地古老的地史不可分隔，另一方面也与它的复杂而独特的自然条件密切相关。

3. 西南地区悬钩子属植物的分布

据表 2 的统计，悬钩子属在各省区的分布，以云南居首位(6 组 94 种)，占全国总种数的 48%；四川居第二位 (5 组 80 种)，占 41%；贵州第三位(4 组 60 种)，占 31%；其次为华南、华中、华东等地区；以内蒙古、新疆和青海地区最稀少。

由表 4 可知西南地区的分布情况，云南以西北部最多 (62/5)[1]，占云南悬钩子总种数的 66%，其次为东南部、西部和中部、东北部较少，南部和西南部最少。四川以西南部最多(51/5)，占四川该属总种数的 64%，其次为西部、东部、东北部和中部，西北部较少，南部最少。贵州以东南部最多(29/4)，东北部次多，再其次为西南部、西北部和中部，而南部和西部最稀少。

表 4　我国西南地区悬钩子属植物的分布统计表

组名	云南								四川								贵州							
	种数	西南	西	西北	东北	东南	南	中	种数	西南	西	西北	东北	东南	南	中	种数	西南	西	西北	东北	东南	南	中
1.空心莓组	33	2	10	26	10	16	3	11	46	32	27	18	21	20	7	16	25	8	2	4	8	11	4	4
2.常绿莓组	1					1	1																	
4.木莓组	47	3	15	26	6	24	9	9	24	14	15	6	13	17	7	14	33	16	4	14	19	16	7	8
5.刺毛莓组	4			2	2			1	4	2	1			1		2	1				1	1		
6.矮生莓组	3			2		1		1	3	1							1					1		
7.匍匐莓组	6			6	1			1	3	2	3		2			2								
总　计	94	5	25	62	19	42	13	23	80	51	46	24	36	38	14	34	60	24	6	18	28	29	11	12

由上述统计分析结果，表明西南地区是悬钩子属植物强烈聚居的地区，在滇西北至川西南和西部形成了我国悬钩子属的现代分布中心。而与其毗邻的藏东南以及自川东、滇东南至黔东南经桂至湘西北和鄂西部一带也是该属植物繁茂的地区。其中特别与西藏的

1) 62/5 示 5 组 62 种，下同。

关系更为密切，西藏有悬钩子属36种，其中27种与滇共有，特别藏东南与滇西至西北部的区系更为相近而联系密切，这就说明了由于地史原因，这两地区的悬钩子属区系有着悠久历史渊源关系。

分布于西南地区的悬钩子植物具有以下的区系特点：种类多，集中了全国总种数的66%；类型复杂多样，兼有木本到草本的一系列类群，即有原始和较原始的空心莓组、常绿莓组、木莓组直至系统发育上较进化的矮生莓组和匍匐莓组的代表；特有植物丰富，这一地区特有成分占全国特有种总数的44%。值得注意的是，本属最原始的种类均为我国特有，在西南地区就有6种；在垂直分布上，有些草本种，如委陵悬钩子 *R. potentilloides* W. W. Evans 和矮生悬钩子 *R. clivicolus* Walker 分布于滇西北海拔达4200的高山地段，是本属分布最高的界限。

从上面对悬钩子属在西南地区的地理分布及区系特点的分析研究，我们认为：这一地区不仅是中国悬钩子属植物的现代分布中心，同时也是分化中心，而且是涉及到属的种类发生，即起源中心的关键地区。

4. 悬钩子属起源中心问题的探讨

由于缺乏化石资料，仅就该属现代种类的形态演化及分布情况，结合地史加以分析，企图探讨其起源。从全球而言，有3组不产于我国，Sect. *Anoplobatus* Focke 分布于东亚（日本）、北美洲和中欧；Sect. *Orobatus* Focke 间断分布于东南亚和南美洲；Sect. *Comaropsis* 则局限于南美洲。这三组植物为灌木或半灌木，托叶合生稀离生，花单生至形成伞房花序，果实空心，在系统发育上并非处于最原始地位。若从本属现代分布中心北美洲的种类剖析，该地470多种，分布自墨西哥北部至北极附近，在木本类群中以悬钩子组的种类占总种数的90%以上，该群植物托叶常合生，花序稀单生，果实常实心。又据 John Einset[8] 对本组25种进行染色体研究的结果，未发现2倍体种，有7倍体和9倍体，而出现最多的是3倍体和4倍体。因此，从形态性状和部分细胞学资料看来，悬钩子组不是最原始的代表。分布到北美洲的空心莓组的种共有16种，其中仅2种与欧、亚共有，其余14种为特有。而这里的 Sect. *Anoplobatus* 内的6种，除1种与欧洲共有外，其余5种也为特有种。总之，北美洲的悬钩子属中除了约10%的种与欧、亚共有以外，特有种的比例高达90%，可见它和亚洲悬钩子属区系的现代联系并不密切。追溯至古代，自亚洲和北美洲两大陆在地质时期分离以后，在第四纪时，北美地区受到大面积冰川的覆盖，悬钩子属植物不可避免地遭受灭绝性的灾难，这是造成现代北美与亚洲的区系关系不十分密切的历史原因。但是，由于总还有一些种类在"避难所"中幸存下来，并且纬度及海拔较高的地区，气候和土壤等条件发生激烈变化有利于种的分化和多倍体的形成，因此特有植物很丰富。在这些特有种中，不但草本类群的染色体数目很高，而木本种类的多倍体百分率也较高，多倍体往往是无融合生殖，这些类群又能相互杂交，致使种类高度繁衍与集中，形成悬钩子属的次生分化中心，因而北美洲成为该属的现代分布中心。

欧洲的悬钩子属约75种，除草本植物以外，木本类群中也无最原始的种，例如原始的空心莓组内仅有4种分布到这里，其中除覆盆子为欧、亚与北美洲共有外，其余3种是特有种。现代欧洲的悬钩子属中仅有7—8种与亚洲共有，其特有种比例之高便可想而知。由于在古代整个泛北极区域是相连接的，悬钩子植物从其起源地向西迁移并一直分布到

北欧，经过第四纪冰川或海浸、海退作用而遭受破坏，这也是现今欧洲种类较少而与亚洲联系并不紧密的历史原因。

在东南亚地区，悬钩子属区系中没有草本，而是较原始的木本类群的集中地，表现在仅有空心莓组和木莓组的 49 种，分布自缅甸至印度尼西亚的广大地区，尤以中南半岛最多。虽然这里是木本类群的集中分布区，而从形态观察，尚未发现最原始种，但这些植物与我国有着较广泛的联系，例如，与我国西南地区共有 23 种，与华南共有 16 种，明显地阐明了东南亚的悬钩子属区系和我国滇、川的亲缘关系较之与两广更为密切。从这些植物的区系联系中，反映出两地区在地质年代的相互连接。由于我国云南和缅甸古老山系的向南延伸是在第四纪时才终止，而在东南亚并未出现最原始类型的事实，推断该群植物在第四纪以前随着这些山脉的向南延续而扩展，经中南半岛至马来西亚，最后散布到印度尼西亚诸岛屿。

通过上述对全世界各主要地区的悬钩子属的形态、分布及其与亚洲区系的关系等方面作了简略分析之后，这就从另一方面有助于探讨该属的起源问题。诚然，对生物起源中心问题，生物学家们具有不同的观点。我们赞同某些学者的论点，认为要讨论起源中心，首先要考虑和研究原始种的起源与分布地点。悬钩子属的原始种在东亚以外的其他地区均未发现，因而问题就比较清楚。正如本文前节所述，悬钩子属空心莓组的原始种为我国特有，而且多数集中分布于西南山区；此外，这里强烈地聚集了古老的，中间过渡的和进化的复杂成分，其中特有植物相当丰富。根据这些事实可以推论，我国西南地区可能是悬钩子属的起源地，特别滇西北和川西南至川西部一带形成该属的分布中心是有其历史根源。由于这一带地史古老，中生代时气候就保持温暖，适合于被子植物的生存，而第四纪冰川在这里并未大面积覆盖，加之这里具有复杂而变化多端的地貌和气候条件，为古代植物提供了“避难所”，致使悬钩子属原始或古老的类群能保存下来，又由于山区具有隔离而独特的生境，为种的分化和发展创造了有利条件，因而这里是古代本属植物种类发生和分化的关键地区，所以我国西南地区不仅是悬钩子属的一个多样性中心，同时也可能是起源中心。当然这个初步推论还有待进一步深入研究加以证实。

参　考　文　献

[1] G. L. 史旦宾斯著(复旦大学遗传学研究所译)，1963：植物的变异和进化，上海科学技术出版社。
[2] E. B. 吴鲁夫著(仲崇信等译)，1964：历史植物地理学，科学出版社。
[3] 吴征镒，1979：论中国植物区系的分区问题，云南植物研究，**1**(1)。
[4] Bailey L. H.: The genus Rubus in North America. *Gentes Herbarum,* 1941—1945: **5**: 1—918; 1944: **6**: 323—364; 1947: **7**: 193—347 et 1949: 481—526.
[5] Cardot J., 1914: Rosacées nouvelles d'extrême-Orient *Not. Syst.* **3**: 289—315.
[6] Charles B. Beck, 1976: Origin and early evolution of Angiosperms, Columbia University Press, New York and London.
[7] Darlington C. D. & A. P. Wylie, 1955: Chromosome atlas of flowering plants 139—141, second ed.
[8] Einset J., 1947: Chromosome studies in Rubus. *Gentes Herbarum* 7(3): 181—192.
[9] Fedorov A., 1974: Chromosome number of flowering plants, 636—641, Reprinted by Otto Koeltz Science Publishers D-624 Koenigstein, West-Germany.
[10] Focke W. O., 1874: *Abh. Naturw. Ver. Bremen* 4: 139—204.
[11] ——————, 1894: Rubus, in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. **3**(3): 28—32.
[12] ——————: Species Ruborum, Monographiae Generis Rubi Prodromus I-III, *Bibl. Bot. Ht.* 1910: **72**(1): 1—120; 1911: **72**(2): 121—223; 1914: **83**: 1—274.

[13] Greene E. L., 1906: *Leafl. Bot. Obs. Crit.* 1: 211—246.
[14] Handel-Mazzetti H., 1933: Symbolae Sinicae 7: 484—507.
[15] Hara H.: The Flora of Eastern Himalaya. 1966: 1: 128—132; 1971: 2: 55—60, Tokyo Univ. Press.
[16] Li H. L., 1963: Woody Flora of Taiwan 300—321.
[17] Liu T. S. & H. J. Su, 1977: Rosaceae, in Flora of Taiwan 3: 104—132.
[18] Ohashi H., 1974: The Flora of Eastern Himalaya 3: 52—53.
[19] Ohwi J., 1965: Flora of Japan (in English) 530—536, Smithsoniana Institution Washington D. C.
[20] Rydberg P. A., 1903: Rosaceae. in *North America Flora* 22(5): 428—480.
[21] Takhtajan A. L., 1969: Flowering plants: Origin and dispersal, Oliver & Boyd, Edinburgh.
[22] Tutin T. G. & etc., 1968: Flora Europaea 2: 7—25.
[23] Иванова, И. В., 1968: Переход от кустарников к травам в одной из эволюционных линий рода ежевика (Rubus L.) *Блюллетень М. О.-Ва ИПС. ОТД. Биологии* 73(3): 63—68.
[24] Тахтаджян, А. Л., 1948: Морфологическая эволюция покрытосеменных, Изд. МОИП.

A STUDY ON THE GENUS RUBUS OF CHINA

Lu Ling-ti
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Summary

The genus *Rubus* is one of the largest genera in the *Rosaceae*, consisting of more than 750 species in many parts of the world, of which 194 species have been recorded in China.

In the present paper the *Rubus* is understood in its broad sense, including all the blackberries, dewberries and raspberries, comprising the woody and herbaceous kinds. So it is botanically a polymorphic, variable and very complicated group of plants. The detailed analysis and investigation of the evolutionary trends of the main organs in this genus have indicated the passage from shrubs to herbs in an evolutionary line, although there is no obvious discontinuity of morphological characters in various taxa. From a phylogenetic point of view, the Sect. *Idaeobatus* Focke is the most primitive group, characterized by its shrub habit armed with sharp prickles, aciculae or setae, stipules attached to the petioles, flowers hermaphrodite and often in terminal or axillary inflorescences, very rarely solitary, druplets separated from receptacles. Whereas the herbaceous Sect. *Chamaemorus* L. is the most advanced group, which is usually unarmed, rarely with aciculae or setae, stipules free, flowers dieocious, solitary, druplets adhering to the receptacles and with high chromosome numbers ($2n = 56$). Basing upon the evolutionary tendency of morphological features, chromosome numbers of certain species recorded in literature and the distribution patterns of species, a new systematic arrangement of Chinese *Rubus* has been suggested by the present authors. Focke in his well-known monograph divided the species of *Rubus* into 12 subgenera, while in the Flora of China 8 sections of Focke were adapted, but some important revisions have been made in some taxa and Sect. *Dalibarda* Focke has been reduced to Sect. *Cylactis* Focke. In addition, the arrangement of sections is presented

in a reverse order to those of Focke's system. The species of *Rubus* in China are classified into 8 sections with 24 subsections (tab. 3) as follows: 1. Sect. ***Idaeobatus***, emend. Yü et Lu(11 subsect. 83 sp.); 2. Sect. *Lampobatus* Focke (1 sp.); 3. Sect. *Rubus* (1 sp.); 4. Sect. *Malachobatus* Focke, emend. Yü et Lu (13 subsect. 85 sp.); 5. Sect. *Dalibardastrus* (Focke) Yü et Lu (10 sp.); 6. Sect. *Chaemaebatus* Focke (5 sp.); 7. Sect. *Cylactis* Focke, emend. Yü et Lu (8 sp.); 8. Sect. *Chamaemorus* Focke (1 sp.).

In respect to the geographical distribution the genus *Rubus* occurs throughout the world as shown in tab. 2, particularly abundant in the Northern Hemisphere, while the greatest concentration of species appears in North America and E. Asia. Of the more than 750 species in the world, 470 or more species (64%) distributed in North America. It is clearly showm that the center of distribution lies in North America at present time. There are about 200 species recorded in E. Asia, of which the species in China (194) amount to 97% of the total number. By analysis of the distribution of species in China the great majority of them inhabit the southern parts of the Yangtze River where exist the greatest number of species and endemics, especially in south-western parts of China, namely Yunnan, Sichuan and Guizhou (tab. 3. 4.). It is interesting to note that the centre of distribution of *Rubus* in China ranges From north-western Yunnan to south-western Sichuan (tab. 5), where the genus also reaches its highest morphological diversity.

In this region the characteristics of floristic elements of *Rubus* can be summarized as follows: it is very rich in composition, contaning 6 sections and 94 species, about 66% of the total number of Chinese species; there are also various complex groups, including primitive, intermediate and advanced taxa of phylogenetic importance; the proportion of endemic plants is rather high, reaching 61 species, up to 44% of the total endemics in China. It is noteworthy to note that the most primitive Subsect. *Thyrsidaei* (Focke) Yü et Lu, consisting of 9 endemic species, distributed in southern slopes of the Mts. Qin Ling and Taihang Shan (Fig. 4). From the above facts we may concluded that the south-western part of China is now not only the center of distribution and differentiation of *Rubus* in China, but it may also be the center of origin of this genus.